动 物 学 研 究 2010，Dec. 31(6): 617−622
Zoological Research
CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
DOI：10.3724/SP.J.1141.2010.06617

青海门源赭红尾鸲鸣唱方言的时间稳定性

王爱真*

(青海大学 生物科学系, 青海 西宁 810016)

摘要：鸟类的鸣唱方言是研究非人类文化进化及其与种群遗传分化相互作用的理想素材。该研究通过比较跨度 8 年的 2001 年和 2009 年青海门源赭红尾鸲(*Phoenicurus ochruros rufiventris*)鸣唱, 研究结果显示, 青海门源赭红尾鸲的种特异性音节、经典唱段中的部分音节、典型唱段结构和鸣唱方言的基本形式都具有较高的时间稳定性。2009 年赭红尾鸲唱段曲目多于 2001 年, 共享唱段出现了一定的分化, 唱段的共享程度和鸣唱的相似性与个体领域间的距离相关, 相邻个体的鸣唱相似性程度高于较远距离的个体。

关键词：赭红尾鸲; 鸣唱方言; 时间稳定性; 鸣唱共享
中图分类号：Q959.739; Q477　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：0254-5853-(2010)06-0617-06

Temporal stability in song dialects of black redstarts (*Phoenicurus ochruros rufiventris*) in Menyuan, Qinghai Province

WANG Ai-Zhen*

(*Department of Biological Sciences*, *Qinghai University*, *Xining* 810016 *China*)

Abstract: Bird song dialects provide a useful model for the study of cultural evolution and its interactions with genetic evolution. By comparing song dialects over an 8-year span in the black redstarts (*Phoenicurus ochruros rufiventris*) of Haibei station (37°29′N, 101°28′E, 3, 200 m a.s.l.) in Menyuan county, Qinghai Province,This study examined the temporal stability of the birds' song dialects. Songs of black redstarts were recorded from mid-April to late May in 2001 by Uher-CR 210 tape recorder with Sony directional microphone and in 2009 by Marantz PMD 670 digital recorder with Sennheiser ME 66 directional microphone. Songs were analyzed by using Avisoft-SASLab pro. The similarity of songs between different years were analyzed by investigating the sonagram, measuring temporal and frequency properties and processing cluster analysis by Spss 10.0 on windows. The results showed that species-specific syllable, typical song forms, and the typical strophe keep high temporal stability. Males investigated from 2001 and 2009 shared the entire strophe or some of the syllables. Males sampled from 2009 have a larger strophe repertoire than that from 2001. The study also indicated that the divergence of shared strophe in 2009 is correlated with distance between territories. The degree of strophe type sharing and song similarity are higher between neighbours than that from more distant males.

Key words: *Phoenicurus ochruros rufiventris*; Song dialects; Temporal stability; Song sharing

鸟类鸣唱是一种重要的通讯方式和繁殖前隔离机制, 在配偶选择和新物种形成中具有重要作用(Wang et al, 2003)。多数鸣禽的雄性幼鸟在其学习敏感阶段模仿成鸟的鸣唱, 由于鸟类鸣唱的文化传承, 形成了鸟类的鸣唱方言(Catchpole & Slater, 1995); 但并非所有鸟类都具有方言现象, 在不同鸟类和亚种间方言也呈现出不同的地理和时间变异格局。一些鸟类的方言呈现地理上的不连续分布; 而另一些鸟类, 方言则随地理的距离增大呈梯度变化(Ding & Jiang, 2005; Nottebohm, 1969; Baptista, 1975)。对于一种方言来说, 其覆盖的地域范围在不同的鸟类也存在不同, 例如费希尔氏维达鸟(*Vidua fischer*)和靛蓝维达鸟(*Vidua chalybeata*)的方言范围为数公里(Payne et al, 2000); 而黑头木鸫(*Orthonyx spaldingii*)

收稿日期：2010-07-16；接受日期：2000-10-09
基金项目：教育部科学技术重大项目(208158)
*通讯作者(Corresponding author)，E-mail: waizhen@sina.com
第一作者简介：女, 博士, 副教授, E-mail: waizhen@sina.com

当距离增加到 1 km 时, 鸣声的相似性急剧下降(Koetz et al, 2007)。在鸟类鸣唱的时间变异格局中, 鸣声方言时间稳定性存在不同, 一些鸟类方言可保持 2～6 年; 另一些鸟类的方言则稳定保持 20 年以上(Podos & Warren, 2007)。鸟类鸣唱方言的形成倾向和稳定性除了与鸟种相关, 还受鸟类的生态习性、栖息地环境、种群大小以及与其他种群隔离程度的影响。对白冠带鹀(*Zonotrichia leucophrys*)鸣唱方言的研究表明, 不同亚种间方言形成的倾向性大大不同, 在亚北极繁殖的迁徙亚种——*gambelii* 亚种由于繁殖地繁殖季节的短暂, 该种群不能形成明显的方言(Nelson，1999)。而栖息地隔离程度高的 *oriantha* 亚种的鸣唱方言的时间稳定性要高于栖息地隔离程度低的其他亚种(Chilton，2003)。

鸟类鸣声方言是否保持时间稳定性, 常常从方言边界的地理学稳定性和声学特征两个方面进行考虑, 一般认为文化漂变(cultural drift)、鸣声学习错误或即兴演唱造成的文化突变, 可以削弱鸣唱方言声学的稳定性, 迁徙习性由于可以引进外来变异或者由于先前种群灭绝后由携带新鸣唱方言类型的个体形成的区域殖民化亦可导致地理稳定性降低(Harbison et al，1999)。另一方面, 偏向传承(biased transmission, 当地的主要鸣唱型被优先学习)和净化选择则可以提升方言的稳定性。除此之外, 环境的变化也可以改变鸟鸣的声学结构特征。通过研究鸟类鸣唱方言的时间稳定性可以揭示鸣唱方言的进化规律, 以及生态等因子对鸣唱方言进化和种群分化的作用过程。

赭红尾鸲(*Phoenicurus ochruros*)为雀形目, 鹟科鸫亚科红尾鸲属鸟类, 青海为 *rufiventris* 亚种(Zheng et al, 1995), 具有迁徙习性(Zhang, 1982)。该鸟类分布地域广泛, 鸣唱音节清晰、鸣唱类型较简单, 是研究鸣声地理和时间变异的良好对象。对赭红尾鸲的已有研究表明, 赭红尾鸲的鸣声在欧亚大陆间存在显著的洲际差异。在稍小的地理尺度上, 青海省内的兴海县温泉、黑马河和门源县内的赭红尾鸲存在明显的方言; 青海门源县内中国科学院海北高寒草甸生态系统实验站赭红尾鸲种群个体鸣唱高度相似, 同一个体内的鸣唱极其稳定(Wang et al, 2005)。本研究比较其中之一——赭红尾鸲门源县方言种群 2009 年与 2001 年的声学结构变化情况, 探索赭红尾鸲门源县方言种群鸣唱在年际间的稳定性和文化传承过程。

1　研究材料与方法

1.1　赭红尾鸲鸣声的录制

在青海门源县境内中国科学院海北高寒草甸生态系统实验站(37°29′～45′N, 101°12′～23′E)(简称海北站, Haibei station)及附近地点录制雄性赭红尾鸲繁殖早期的鸣唱(录音个体的分布见图 1)。

2009 年 4 月下旬至 5 月上旬用 Marantz PMD 670 数码录音机和 Sennheiser ME66 定向话筒录制, 录音参数设为采样率 22 050 Hz、精度 16 bit; 2001 年 4 月中旬至 5 月中旬用 Uher-CR 210 专业录音机、SONY 定向话筒和 SONY 磁带录制赭红尾鸲(*Phoenicurus ochruros rufiventris*)的鸣唱, 磁带录音以 22 050 Hz 的采样率, 16 bit 的精度经计算机采样转换保存为.wav 格式文件



图 1　2009 和 2001 年鸣声采集个体的分布图 (谷歌地图)

Fig. 1　Recording sites of black redstart males in 2009 and 2001(Google earth)

1.2　鸣唱的声学分析

从 2009 年录音中, 选择 10 只录音质量较好的个体(记为个体 1～10), 2001 年选择 7 只个体(记为个体Ⅰ～Ⅶ), 在 Avisoft-SASLab Pro 分析鸣声的时间和频率特征, 产生语图的参数设为：FFT length, 256; window, blackman; temporal resolution of overlap, 50%。

根据 Catchpole & Slater(1995)和 Wang et al (2005)文献, 本研究中对鸣唱、唱段和音节的定义见图 2。当两个唱段之间的沉默间隔大于 1 s 时, 每个唱段单独构成一个鸣唱, 否则, 两个唱段共同构成一个鸣唱。在语图上比较两年间鸣唱结构和音节形态, 并测定各音节的长度和最高、最低、主峰频率。各个体, 用于测定的唱段数目根据录音的多少和质量情况选取了 10～109 个唱段(个体 10 只有 3 个唱段, 但由于个体内相同音段的高度一致性, 所以认为小样本量仍能很好地代表个体的整体情况)。

1.3　统计分析

在 SPSS 10.0 for Windows 上采用典型唱段各音节的长度, 以及最高、最低和主峰频率将两年的鸣唱进行聚类分析, 研究鸣唱相似性和年间、地理分布的关系。

2　结　果

2.1　鸣唱基本形式的年间比较

在 2009 和 2001 年两个繁殖季节中, 赭红尾鸲鸣唱的基本形式相同, 即可分为两种类型, 一为由音节 0 和 2 个以上唱段构成的较长的鸣唱; 二为仅鸣唱一个唱段的短鸣唱(图 2); 鸣唱存在音节从典型唱段后端顺序递减的现象(图 3)。

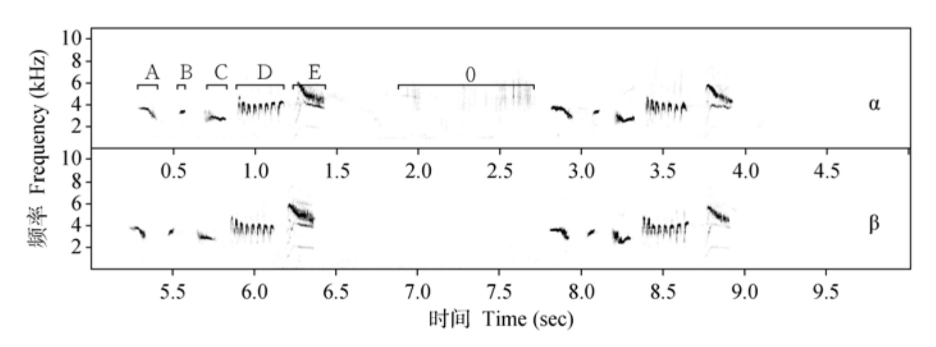


图 2　海北站赭红尾鸲典型鸣唱类型

Fig. 2　Typical song forms of black redstart in Haibei Station, Menyuan, Qinghai

音节 A，B，C，D，E 构成一个唱段。α鸣唱为两个相同唱段之间连以音节 0 构成，β鸣唱由两个单独的唱段构成。

Syllables of A, B, C, D, E constitutes a strophe. Song α is a song consisting of two same strophes and syllable 0, and β includes two songs of individual strophe.

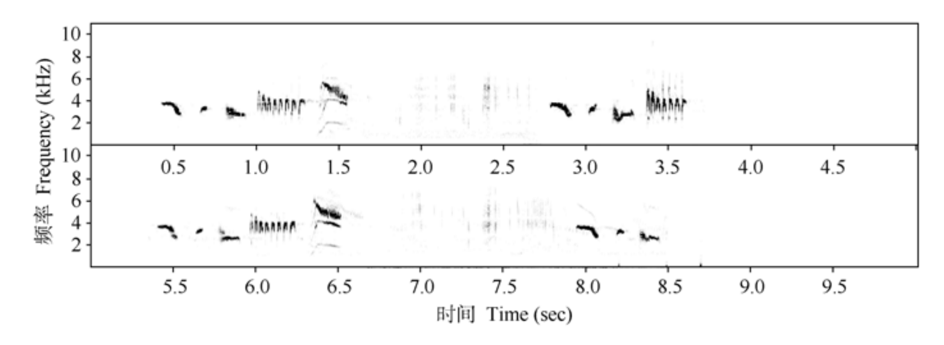


图 3　赭红尾鸲典型唱段后端音节的顺序递减

Fig. 3　Syllable decreasing in sequence from the end of typical strophe in black redstarts

2.2　鸣唱音节水平的年际变化

2001 年各赭红尾鸲个体的典型鸣唱唱段包含音节的数目均为 5 个(图 4), 2009 年所采集鸣唱的唱段音节构成数目分为两种：（1） 在用于分析的 10 个体中, 海北站核心区域个体(个体 1～4)和周边地点个体(个体 7～9)共 7 只个体的鸣唱的典型唱段音节数目减少为 4 音节; （2）个体 5、6 和 10 的典型唱段为 5 个音节(图 5)。

2009 年赭红尾鸲的鸣唱出现了一些全新的音节类型, 如图 6 中个体 2 鸣唱的 F 音节和个体 3 中的 G 音节, 这两种音节类型与海北站 2001 年和 2009 年其他个体的所有音节类型相比, 变异甚大,

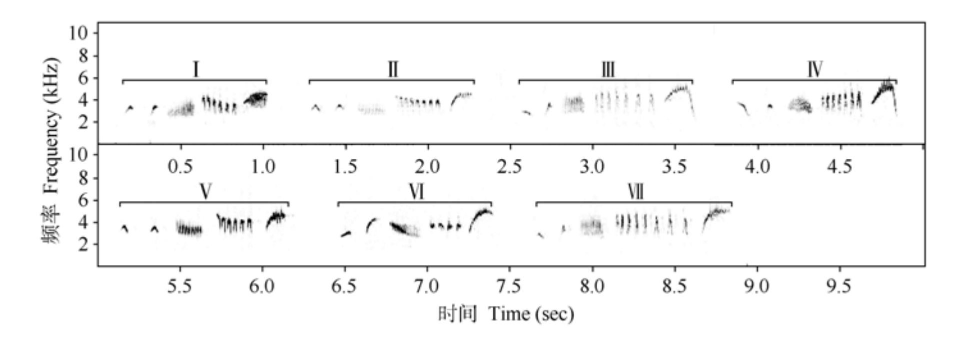


图 4 2001 年海北站赭红尾鸲个体Ⅰ～Ⅶ的鸣唱唱段
Fig. 4 Song strophes of black redstart males Ⅰ－Ⅶ in 2001

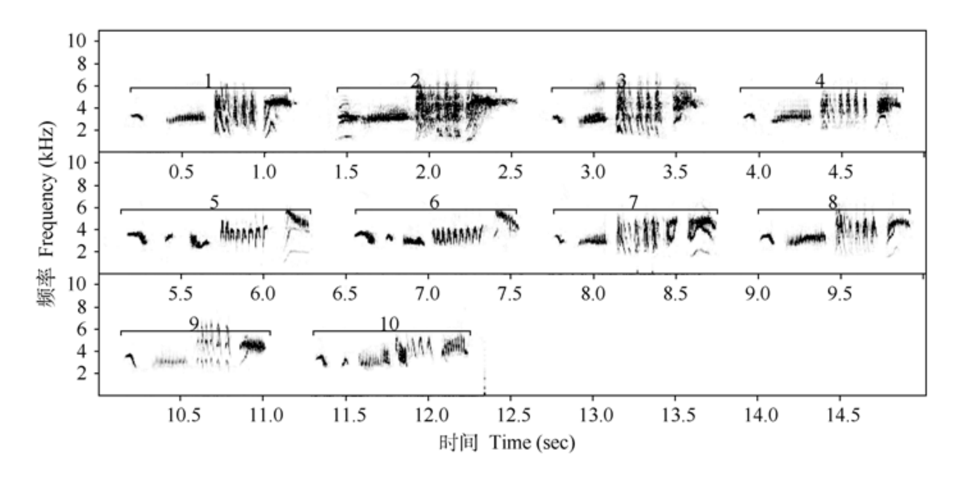


图 5 2009 年海北站赭红尾鸲个体 1～10 的主要鸣唱唱段
Fig. 5 Song strophes of black redstart males 1−10 in 2009

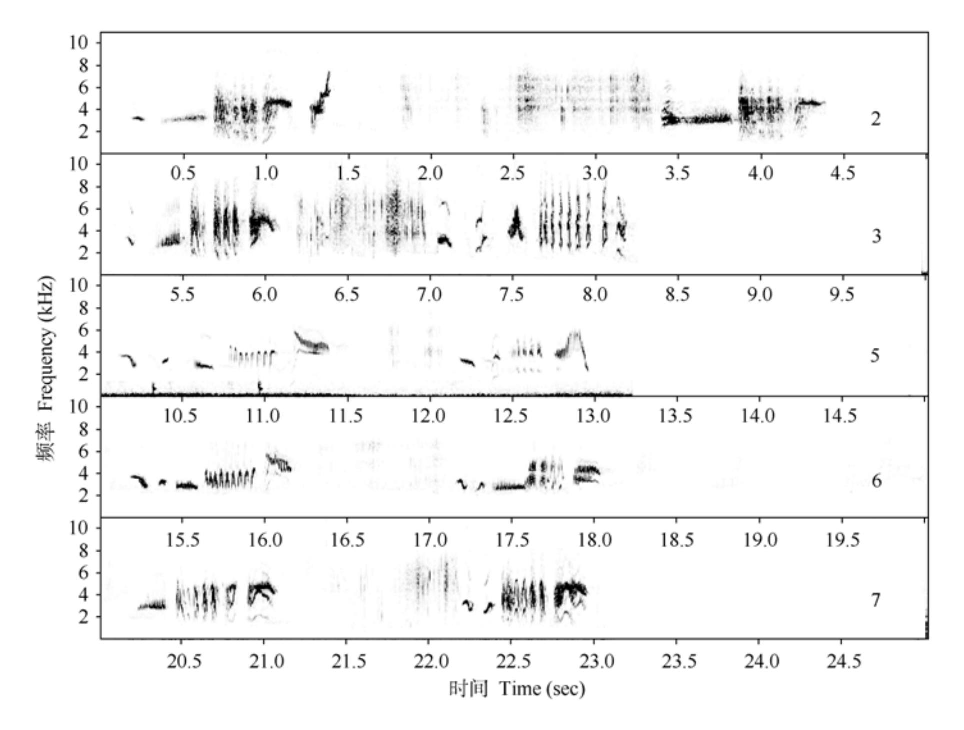


图 6 2009 年由不同唱段构成的赭红尾鸲长鸣唱
Fig. 6 Long songs of black redstart males in 2009 consisting of two different strophes

也是两个体特有的音节类型(图 6)。共享类型音节的形态也发生了较大变化，尤其是音节 D。2001 年音节 D 音节成分形态清晰，音节成分数目较多，多为 5～8 个，而 2009 年海北站多数个体(个体 5、6 除外)音节包括 4～5 个成分(图 2, 3)。在海北站的周边地区个体 5、6 的音节 D 的形态和 2001 年相似，保持着较好的年间稳定性。

2.3　唱段曲目的年间比较

2001 年各个体的基本唱段类型为 1 种，长鸣唱由 2 个相同的唱段构成，短鸣唱为 1 个唱段。2009 年部分个体包括个体 2、3、5、6、7 的唱段为 2 种基本类型，这些个体的长鸣唱除了由 2 个或者 2 个以上的相同唱段构成以外，长鸣唱还可以由不同类型的唱段构成(图 6)，另外 2 种不同的唱段还可以单独构成不同的短鸣唱，个体拥有唱段曲目的平均数为 1.5 种。

2.4　鸣唱相似性比较

以典型唱段中各个音节的时间长度、最高频、最低频以及主峰频率为变量对 2001 年和 2009 年个体的鸣唱进行聚类分析，分析结果见图 7。聚类分析的结果表明，2009 赭红尾鸲鸣唱出现了一定的分化，个体 5、6 与 2001 年鸣唱的相似性最高，个体 10 次之；个体 1、2、3、4、8、7、9 与 2001 年的鸣唱相比，相似性程度降低，聚类分析的结果与鸣唱语图一致(图 6 和图 7)。另外，从典型唱段音节的形态来看，总体上相邻个体的音节形态更为接近，个体 6 会偶尔会鸣唱和相邻的个体 7 完全相同的音节(图 6)。

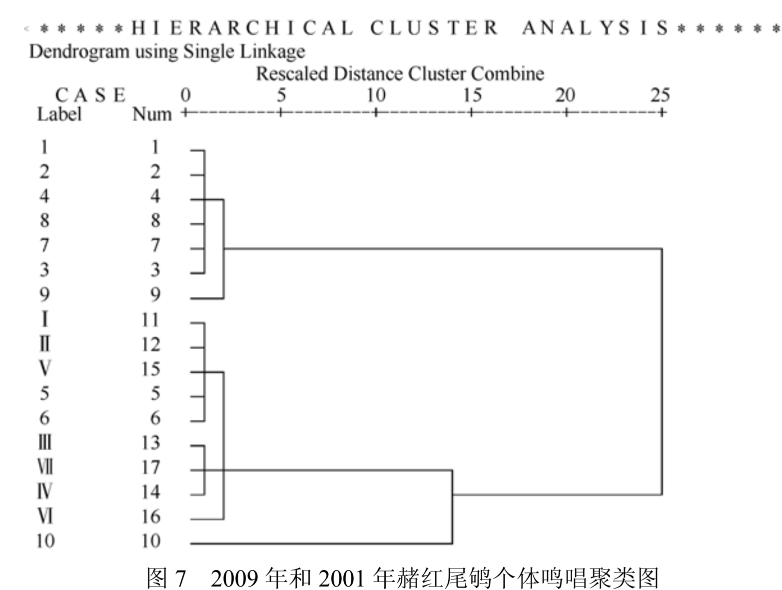


图 7　2009 年和 2001 年赭红尾鸲个体鸣唱聚类图

Fig. 7　Hierarchical cluster analysis of songs of black redstart males from different years of 2001 and 2009

3　讨　论

本研究中对 2001 年和 2009 年跨度为 8 年的青海门源海北站赭红尾鸲鸣唱的基本类型、唱段类型以及鸣唱的时间和频率参数进行比较，发现赭红尾鸲鸣唱的基本形式在年间得到了较好的保持，即鸣唱可以为 2 个或以上的唱段构成，1 个单独的唱段也可以构成 1 个鸣唱。2001 年的唱段类型和唱段的部分音节在 2009 年基本得以稳定保持，部分个体保留了原来的 5 音节基本构成不变。推测赭红尾鸲鸣唱基本类型和地方典型唱段可能与偏向传承和净化选择压力相关，使得这两种鸣唱属性保持了较好的时间稳定性。另外，音节 0 为该物种的种特异性音节，不因时间的推移和地区的变更而或缺；但音节 0 由于语图不似其他音节时间和频率界限清晰，其时间和频率是否发生了一定的变化，还有待于进一步深入研究。

赭红尾鸲在保持鸣唱模式和典型唱段基本稳定的同时，也出现了一些新变化：在 2009 年的一些个体中，出现了全新类型的音节 F、G; 2001 年每个个体的唱段只有 1 种基本类型，而 2009 年部分个体具有包括共享的基本音段类型在内的 2 种不同类型的唱段。新类型音节和唱段的出现可能是由于鸣声学习的错误造成，或者为新迁徙来的鸟类所携带尚未加以净化和删除的冗余鸣唱型。迁徙的白冠带鹀常常学习形成更多的鸣唱类型，到达一定的繁殖地后再进行删减和净化，以与不同繁殖地鸣唱型相匹配(Nelson, 2000)，本研究中何种原因引起音节类型

的新变化，尚需环志和分子标记分析手段进行验证。另外，海北站核心地域个体唱段表现为音节数目的减少，音节 D 成分数量的减少，而距离海北站核心地域地点较远的个体 5 和 6 仍然保持着 5 音节的典型唱段音节数目，音节 D 的成分数目也较多，这种现象与领域距离和鸣唱匹配程度具有相关性的观点相一致。但两个地点音节数目和特定音节成分数目的变化是否同时受文化传承、遗传变异或其他音素的影响，尚需深入研究。

由于雄性个体通过模仿雄性成年个体来学习鸣唱，使得相邻的雄鸟拥有相似的鸣声，而与较远距离上的雄鸟显著不同(Marler & Tamura 1962; Mundinger 1982)。从 2009 年采集的 10 个体的鸣唱的语图和聚类分析的结果可以看出，赭红尾鸲同样具备这种许多鸣禽中广泛存在的相邻个体鸣唱共享和鸣唱相似性程度，随距离的缩短而升高的特点。海北站核心区域的个体之间具有较高的相似性，距核心区域最远分布的相邻个体 5 和 6 的鸣唱相似性程度高于和其他个体，而介于两个鸣唱地的个体 7 的音节类型介于两个类群之间，个体 6 还偶尔鸣唱个体 7 的音节。虽然一般认为不同的鸟类种群，尤其是具有不同的迁徙习性的亚种，其相邻鸟的鸣唱型共享的程度会有不同，迁徙鸟较留鸟的鸣唱共享程度较低，但也有相反的例子。Hill et al(1999)对歌带鹀(*Melospiza melodia*)同一亚种不同种群的研究表明，地理学的差异和迁徙倾向对鸣唱的共享不产生任何影响，两个种群都具有同样高的鸣唱共享性。赭红尾鸲成鸟在研究地点为迁徙鸟类，目前尚无其他种群和留鸟种群的鸣唱共享程度可以进行比较，但能看出在迁徙的赭红尾鸲 *rufiventris* 亚种青海门源种群邻居鸟，具有很高的鸣唱共享程度。已有的研究表明，一些鸟类个体鸣唱行为的从众性和鸣唱特征共享可以促使雄性个体保持领域，更容易获得资源和配偶(Becher et al, 2000; Lachlan et al, 2004)，推测赭红尾鸲鸣唱方言的稳定和相邻个体鸣唱型的共享和鸣唱的高相似性也可能与其繁殖成功相关。

致谢：感谢审稿专家和编辑认真细致的审阅和修改。

参考文献：

Baker MC. 1975. Song dialects and genetic differences in the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys*) [J]. *Evolution*, **29**: 226-241.

Baptista LF. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nutalli*) [J]. *Univ Calif Publ Zool*, **105**: 1-52.

Beecher MD, Campbell SE, Nordby JC. 2000.Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not repertoire size [J]. *Anim Behav*, 2000, **59**: 29-37.

Catchpole C K, Slater PJB. 1995. Bird song: Biological Themes and Variations[M]. Cambridge: Cambridge Univ Press, 1-248.

Chilton G. 2003. Cultural evolution and song stereotypy in an isolated population of Montane White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*)[J]. *Bird Behav*, **15**: 53–63.

Ding P, Jiang SR. 2005. Microgeographic song viariation in Chinese bulbul (*Pycnonotus sinesis*) in urban areas of Hangzhou city[J]. *Zool Res*, **26**(5): 453-459. [丁平, 姜仕仁. 2005. 杭州市区白头鹎鸣声的微地理差异.动物学研究, 26(5)：453-459.]

Harbison H, Nelson DA, Hahn TP. 1999. Long-term persistenceof song dialects in the mountain White-crowned Sparrow[J]. *Condor*, **101**: 133-148.

Hill CE, Campbell SE, Nordby JC, Burt JM, Beecher MD. 1999. Song sharing in two populations of song sparrows (*Melospiza melodia*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, **46**: 341-349.

Koetz AH, Westcott DA, Congdon BC. 2007. Spatial pattern of song element sharing and its implications for song learning in the chowchilla, *Orthonyx spaldingii* [J]. *Anim Behav*, **74**(4): 1019-1028.

Lachlan RF, Janik VM, Slater PJB. 2004. The evolution of conformity-enforcing behaviour in cultural communication systems [J]. *Anim Behav*, **68**: 561-570.

Marler P, Tamura M. 1962. Song “dialects” in three populations of White-crowned Sparrows. *Condor*, **64**, 368–377.

Mundinger PC. 1982. Microgeographic and Macrogeographic Variation in Acquired Vocalizations of Birds [M]// Kroodsma DE, Miller EH. Acoustic Communication in Birds: II. Song Learning and its Consequences. New York: Academic Press.147–208.

Nelson DA. 1999. Ecological influences on vocal development in the White-crowned Sparrow[J]. *Anim Behav*, **58**: 21–36.

Nelson DA. 2000. Song overproduction, selective attrition and song dialects in the white-crowned sparrow [J]. *Anim Behav*. **60**(6): 887-898.

Nottebohm F. 1969. The song of the chingolo (*Zonotrichi capensis*) in Argentina: description and evaluation of system of dialects [J]. *Condor*, **71**: 299-315.

Payne RB, Woods JL, Siddall ME, Parr CS. 2000. Randomization analyses: Mimicry, geographic variation and cultural evolution of song in brood-parasitic straw-tailed whydahs, *Vidua fischeri* [J]. *Ethology*, **106**: 261-282.

Podos J, Warren PS. 2007. The Evolution of geographic variation in birdsong [J]. *Adv Stud Behav*, **37**: 403-458.

Wang AZ, Lei FM, Jia ZY. 2003.Female choice and evolution of male songs in birds [J]. *Zool Res*, **24**(4)：305-310.[王爱真, 雷富民, 贾志云. 2003. 雌性选择与雄鸟鸣唱的进化. 动物学研究 24(4): 305-310.]

Wang A Z, Lei FM, Yin ZH, Kristin A. 2005. Song pattern of black redstart population in the Tibet Plateau: intercontinental comparison [J]. *Folia Zool*, **54**(3): 301-315.

Zhang XA 1982. Studies on breeding biology of 10 species of passerine birds in an alpine meadow [J]. *Acta Zool Sin*, **28**: 190-199. [张晓爱, 1982．高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. 动物学报, 28: 190-199.]

Zheng ZX, Long ZY, Lu TC. 1995. Fauna Sinica Aves: Vol 10 Passeriformes: Muscicapidae (I): Turdinae. Beijing: Science Press. 69-72. [郑作新, 龙泽虞, 卢汰春. 1995. 中国动物志·鸟纲 第十卷 雀形目 鹟科：I. 鸫亚科. 北京：科学出版社. 69-72.]